



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE – UFS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – CCBS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA – DBI

DARLAN DA SILVA

**CONSERVADORISMO DE NICHOS LIMITA A
DIVERSIFICAÇÃO DOS MEMBROS DA FAMÍLIA
CAVIIDAE**

São Cristóvão – SE
2017.2

DARLAN DA SILVA

**CONSERVADORISMO DE NICHOS LIMITA A
DIVERSIFICAÇÃO DOS MEMBROS DA FAMÍLIA
CAVIIDAE**

Monografia, apresentada ao Departamento de Biologia, do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade Federal de Sergipe, como um dos pré-requisitos para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: DR.º Pablo Ariel Martinez

São Cristóvão – SE
2017.2

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao professor Dr. Pablo Ariel Martinez e ao Laboratório de Pesquisas Integrativas em Biodiversidade da Universidade Federal de Sergipe pelo acolhimento e pela ajuda durante o projeto. Agradeço aos meus amigos que me ajudaram direta ou indiretamente a desenvolver esse projeto, especialmente a Jennifer Reis por me ajudar a escolher o grupo de estudos.

Agradeço aos pesquisadores que se dispôs a divulgar seus dados de forma gratuita e a Anderson Eduardo por tem me ajudado em uma etapa desse trabalho.

Por fim agradeço a minha família pelo apoio e incentivo ao estudo e a COPES e o CNPq pelo incentivo aos projetos de iniciação científica e o fornecimento da bolsa de pesquisa.

RESUMO

O nicho Grinneliano é o conjunto de variáveis ambientais necessárias para a sobrevivência de uma espécie. Muitas linhagens tendem a manter as características do seu nicho ao longo do tempo evolutivo, sendo esta característica conhecida como conservadorismo do nicho (CN). O CN tem um papel importante no processo de especiação, levando à incapacidade de adaptar-se a novas condições ambientais, favorecendo o isolamento inicial das populações. Para compreender os processos evolutivos, estudar os mecanismos que retardam a especiação é tão importante quanto compreender os que a aceleram. Dentro do grupo mega diverso Rodentia, os Caviidae destacam-se por uma baixa riqueza de espécies. No presente trabalho analisamos se processos de CN climático está relacionado aos processos de diversificação na família Caviidae. Reunimos registros de localidade georreferenciada para 13 espécies. Utilizamos dados climáticos de nove variáveis climáticas. Com os registros de localidade e as variáveis, geramos modelos de nicho ecológico para cada espécie. Quantificamos a similaridade do nicho a partir do índice D de *Schoener* em seguida, realizamos uma correlação entre os tempos de divergência e a similaridade de nicho das espécies. Caracterizamos o perfil da ocupação do nicho (PNO). A partir do PNO realizamos a reconstrução filogenética do nicho das espécies da família Caviidae. Todas as análises foram realizadas na plataforma R, com auxílio dos pacotes *dismo* e *phyloclim*. Os modelos de nicho descreveram precisamente as distribuições das espécies conhecidas. Os maiores valores de sobreposição observados pertencem às espécies *Microcavia australis* e *Dolichotis salinicola*, e às espécies *Kerodon rupestris* e *Galea spixii*. A partir da correlação do nicho com os tempos de divergência observou-se que existe uma correlação negativa ($\beta = -0,008$; $p < 0,05$). Estes resultados suportam a ideia da existência de CN, onde espécies mais próximas filogeneticamente possuem nichos mais similares. Este trabalho ressalta a importância do CN nos processos de diversificação num grupo com baixa diversificação.

Palavras-chave: Especiação; Evolução Neutra; Nicho Climático; Nicho Ecológico; Roedores.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Relação de parentesco das espécies da família Caviidae a partir da filogenia de Álvarez et al. (2017). A espécie *Hydrochoerus isthmus* foi incorporada utilizando a estimativa temporal proposta por Rolland et al. (2014). 19
- Figura 2** - Modelos de nicho climático gerados pelo Maxent. (a): *Cavia aperea*. (b): *Cavia fulgida*. (c): *Cavia tschudii*. (d): *Dolichotis patagonum*. (e): *Dolichotis salinicola*. (f): *Galea leucoblephara*. (g): *Galea musteloides*. (h): *Galea spixii*. (i): *Hydrochoerus hydrochaeris*. (j): *Hydrochoerus isthmus*. (k): *Kerodon rupestris*. (l): *Microcavia australis*. (m): *Microcavia niata*. 19
- Figura 4** - Diversificação Através do Tempo (DTT) com todas as espécies das três variáveis de maior importância no modelo. O eixo x representa o tempo que começa do mais atual e vai até o mais antigo e o eixo y é a disparidade. A linha contínua são os dados analisados, a mancha cinza representa como seria a distribuição dos dados se ocorressem por evolução neutra e a linha pontilhada é uma média dos dados (a) Precipitation of Driest Month (b) Precipitation of Wettest Month. (c) Precipitation of Coldest Quarter. 20
- Figura 5** - Correlação do nicho através do tempo de divergência. A figura mostra uma relação inversa entre a sobreposição de nicho (índice D) e o tempo de divergência. 20

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista das espécies analisadas e valores de AUC obtidos dos modelos de nicho climático para cada espécie.	21
Tabela 2 - Teste de correlação entre todas as variáveis climáticas.....	21
Tabela 3 - Valores de sobreposição do nicho climático a partir do índice D de Schoener (diagonal inferior). Na diagonal superior encontra-se o índice de significância p.....	22
Tabela 4: Porcentagem explicada por cada uma das variáveis ambientais analisadas nos modelos de nicho climático das espécies analisadas.	22
Tabela 5: Valores de IMDI e significância (p).....	22

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	8
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	9
2.1 Coleta de dados e Modelagem de nicho climático	9
2.2 Reconstrução, similaridade e sinal filogenético do nicho.	10
3 RESULTADOS	10
4 DISCUSSÃO.....	11
5 CONCLUSÃO.....	14
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15

1 INTRODUÇÃO

Desde seu surgimento até os dias atuais, a biologia evolutiva busca compreender quais mecanismos atuam na formação de novas espécies. O fator determinante para a geração de uma nova espécie está no isolamento reprodutivo (Colley e Fischer, 2013). O isolamento de uma população amplamente distribuída, por barreiras que impedem o inter cruzamento entre os indivíduos, impediria o fluxo gênico (Queiroz, 1998), favorecendo a especiação. Considera-se que a especiação em alopatria é relativamente frequente, e ocorre pelo isolamento reprodutivo decorrente da fragmentação de uma população em duas ou mais subpopulações devido a uma barreira geográfica e/ou climática (Wiley, 1988). Entretanto, processos de especiação em alopatria também podem acontecer sem que haja uma separação geográfica, sendo o isolamento reprodutivo favorecido por diferenciações nos nichos ecológicos (Snustad *et al.*, 2013). Esse acúmulo de diferenças pode causar isolamento entre os indivíduos de uma população e impedir o fluxo genético entre as mesmas, resultando na divergência ecológica forte entre espécies próximas filogeneticamente (Pyrone *et al.*, 2015).

Grinnell (1917) propôs a ideia de nicho como um conjunto de variáveis ambientais necessárias para a sobrevivência de uma espécie. Desde então compreender os fatores climáticos que determinam a distribuição de espécies tem sido um tema trabalhado ao longo dos anos (MacArthur, 1965; Soberón, 2007; Thomas, 2010; Zurano *et al.*, 2015). Espécies estritamente relacionadas e com pouco tempo de divergência tendem a possuir semelhanças em seu comportamento, morfologia e ecologia quando comparadas a espécies menos aparentadas (Blomberg, Garland e Ives, 2003). De maneira geral, existe uma tendência natural das espécies a conservar características de seu nicho ao longo do tempo evolutivo, tal tendência é denominada conservadorismo do nicho e pode ser observada a partir das características abióticas do nicho das espécies (Nyári e Reddy, 2013; Peterson, 1999; Wiens, 2004). A incapacidade de adaptar-se a novas condições abióticas, favorecida pelo conservadorismo de nicho, promove o isolamento climático inicial das espécies, sendo um fator chave nos processos de especiação alopátrica (Wiens, 2004). A principal força que promove a diversificação em alopatria é a evolução neutra, onde existe um acúmulo gradual de mutações ao longo do tempo (Wolf *et al.*, 2010). Assim, o conservadorismo do nicho pode promover a diversificação das espécies de forma gradual e lenta.

A região Neotropical apresenta uma heterogeneidade climática, e os mais diversos biomas (florestas tropicais e temperadas, desertos frios e quentes, etc.), com complexos padrões geomorfológicos (Fittkau *et al.* 1969). Essa heterogeneidade biótica e abiótica tem

contribuído na diversificação de diversos grupos de plantas (por exemplo: Antonelli e Sanmartín, 2011), aves (Rocha *et al.*, 2015), carnívoros (Zurano *et al.*, 2015) e principalmente diversos tipos de roedores (Parada, D'Elía e Palma, 2015). Assim, a região Neotropical apresenta não só a maior biodiversidade do mundo, senão também um alto nível de endemismos (Myers *et al.*, 2000). A grande variedade de ambientes nos Neotrópicos tem oferecido oportunidades únicas para a diversificação das espécies, promovendo a diversificação de seus nichos. Entretanto, a conservação do nicho por parte de algumas linhagens pode levar a limitar a velocidade de diversificação (Wiens, 2004).

Compreender a evolução do nicho climático é um ponto chave para entender as forças que dirigem a diversificação das espécies. Os roedores da região Neotropical formam um grupo mega diverso que habitam os mais variados ambientes (Wilson, Reeder e Hopkins, 2006). Dentro do grupo mega diverso Rodentia, os Caviidae destacam-se por uma baixa riqueza de espécies (20 espécies). Assim, no presente trabalho analisamos a sobreposição dos nichos climáticos baseados na distribuição das espécies, quantificamos o perfil da ocupação do nicho e realizamos uma reconstrução filogenética do nicho das espécies da família Caviidae a fim de compreender os mecanismos que atuam nos processos de diversificação dos caviomorfos da região Neotropical. E analisar se processos de conservadorismo do nicho climático estão associados a diversificação dos Caviidae.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Coleta de dados e Modelagem de nicho climático

Reunimos dados de ocorrência georreferenciados do *Global Biodiversity Information Facility* (<http://www.gbif.org>) e consulta bibliográfica (Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015) para 13 espécies da família Caviidae (~65% das espécies) (Tabela 1). Após reunirmos os dados de ocorrência foram eliminados os pontos duplicados e os pontos de ocorrência errôneos com base nos mapas de distribuição da IUCN. Os dados de ocorrência das espécies usadas na análise possuem um número mínimo de 10 registros, cobrindo os limites de distribuição das espécies, permitindo melhor ajuste dos modelos (Pearson *et al.*, 2007). Em seguida foram obtidos dados atuais de 19 variáveis climáticas de temperatura e precipitação com resolução de 10 arcminutos *World Clim – Global Climate Data* (<http://www.worldclim.org>, maio de 2017). Para evitar sobreparameterização do modelo, realizamos um teste de correlação entre as 19 variáveis e eliminamos as variáveis altamente correlacionadas apresentando uma correlação de Pearson <0.8 (Tabela 2). Geramos modelos de nicho ecológico (ENM) para

cada espécie usando o *Maxent 3.4.1* (Phillips, 2017). Para estimar o ajuste do modelo realizamos uma validação cruzada usando 75% dos dados de ocorrência para calibração e 25% para avaliar o desempenho do modelo, utilizando a Área Baixo a Curva (AUC). Altos valores AUC (>0.80) têm sido amplamente utilizados como um indicativo de um bom desempenho do modelo (Warren, Glor e Turelli, 2008).

2.2 Reconstrução, similaridade e sinal filogenético do nicho.

Caracterizamos o perfil da ocupação do nicho (PNO) na plataforma R a partir dos modelos de probabilidade de distribuição de espécies gerados pelo *Maxent 3.4.1*. Para a estimativa do PNO, utilizamos os valores para cada uma das nove variáveis climáticas para criar perfis de adequação de área unitária (Fitzpatrick, Benjamin; Turelli, 2006). A partir do PNO realizamos uma reconstrução filogenética do nicho das espécies da família Caviidae.

Criamos um mapa binário de presença e ausência baseadas nos pontos de ocorrência de cada espécie e dados de *background*. Em seguida extraímos valores ambientais para cada ponto de ocorrência e *background*, com esses valores é feito uma análise de componentes principais (PCA). Utilizamos os PCAs para analisar a similaridade do nicho que é testada pela função *ecospat.niche.similarity.test* do pacote *ecospat*. Em seguida extraímos o índice *D* de sobreposição de nicho de *Schoener* (Schoener, 1968; Warren, Glor e Turelli, 2008) que será usado para analisar o sinal filogenético da evolução do nicho climático através de uma análise de *age-range correlation* (ARC) (como proposto por Fitzpatrick, Benjamin; Turelli, 2006) (Tabela 3). A partir da correlação entre os tempos de divergência das espécies e a similaridade de nicho ecológico. Também foram realizadas análises de diversificação através do tempo (DTT), para cada uma das variáveis utilizadas, com auxílio do pacote *geiger* (Harmon *et al.*, 2016). Estimamos o índice IMDI para cada dado DTT afim de verificar o quanto nossos dados sai da curva. Todas as análises foram feitas a partir da filogenia de Álvarez *et al.* (2017). A espécie *Hydrochoerus isthmius* foi incorporada dentro do gênero utilizando a estimativa temporal proposta por Rolland *et al.* (2014) (Figura 1).

3 RESULTADOS

Os modelos de nicho gerados pelo *Maxent* demonstram bem as distribuições das espécies conhecidas (Figura 2), apresentando valores de AUC com variação de 0,88 a 0,99 (Tabela 1). As variáveis que mais explicaram a distribuição das espécies foram BIO14, BIO13 e BIO19 respectivamente (Tabela 4). As análises de PNO demonstram ampla variação na tolerância climática das espécies. A família Caviidae mostra uma clara preferência por ambientes secos, encontrando-se seus ótimos em regiões com até 400 mm mensais de

precipitação. Entretanto, as espécies mostram algumas diferenciações em relação a suas tolerâncias. As espécies de *Microcavia* habitam regiões com precipitações <100 mm mensais. Em contraste, *Hydrochoerus* tolera níveis maiores de precipitação, mostrando seus ótimos máximos entre 250-330 mm ao mês. Podemos observar que o ancestral em comum dessa família demonstrava uma clara preferência por ambientes secos uma vez que seu ponto ótimo de precipitação está abaixo de 100 mm mensais (Figura 3 a). No ano mais frio (BIO19), a precipitação sofre uma ampla variação chegando a 1000 mm mensais, entretanto as espécies ainda demonstram uma preferência por climas mais áridos (Figura 3 c). Essa preferência é confirmada no ano mais seco (BIO14), uma vez que a maioria das espécies apresentam um ponto ótimo em torno de 20 mm mensais (Figura 3 b).

A partir da correlação do nicho com os tempos de divergência observou-se que existe uma correlação negativa ($\beta = -0.008$; $p < 0,05$), mostrando que as espécies intimamente relacionadas compartilham maior similaridade do seu nicho que espécies mais distantes (Figura 5).

As análises de diversificação através do tempo (DTT) e o índice de MDI mostram que BIO13, BIO14 e BIO19 seguem um modelo de evolução neutra ao longo do tempo ($p > 0.05$) (Figura 4; Tabela 5). A partir da análise de sobreposição de nicho, observou-se os maiores valores entre às espécies *Microcavia australis* e *Dolichotis patagonum* ($D = 0,77$) e às espécies *Kerodon rupestris* e *Galea spixii* (Tabela 3).

4 DISCUSSÃO

Esses resultados evidenciam que processos de conservadorismo de nicho climático podem ter tido um papel fundamental na lenta diversificação dos membros da família Caviidae: (i) existe uma correlação negativa entre o tempo de divergência e a sobreposição de nicho climático; (ii) as análises de PNO mostraram que de forma geral todas as 13 espécies são de áreas secas, pois a umidade média não passa de 400 mm anuais e (iii) analisando as diferentes variáveis a partir da análise de DTT se evidencia que existe uma evolução neutra dos nichos. Assim, nosso trabalho ressalta o papel do conservadorismo do nicho nos processos de diversificação na região Neotropical.

Os roedores são o grupo de mamíferos mais diversificados e representam 41% dos mamíferos mundiais (IUCN 2017). Dentre os roedores, os Caviomorfos (endêmicos da região Neotropical) são os mais diversificados em tamanho e forma (Álvarez, Perez e Verzi, 2013). Houveram dois eventos de alta diversificação em sua história evolutiva, o primeiro foi no

início do Oligoceno e o outro no início do Mioceno (Álvarez, Arévalo e Verzi, 2017). Dentro dos Caviomorfos, Caviidae é um grupo que apresenta baixas taxas de especiação em contraste aos roedores Neotropicais. Estudos moleculares e paleontológicos suportam a ideia que a família Caviidae divergiu no Mioceno médio (~16.5m.a) (Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015; Pérez e Pol, 2012). Entretanto, dados fosseis e calibrações moleculares convergem na ideia que as linhagens atuais da família Caviidae começam sua diversificação só no final do Mioceno (~7-m.a) (Pérez e Pol, 2012). Processos de especiação dirigidos por evolução neutra são geralmente dirigidos por barreiras geográficas e/ou climáticas (Schluter, 2009). Diversos eventos geológicos do Mioceno podem ter atuado como possíveis barreiras geográficas, promovendo a especiação do grupo. No final do Mioceno (~5m.a) houveram transgressões marinhas na bacia do Paraná que inundaram áreas baixas isolando espécies de áreas mais baixas e altas daquela região (Hernández *et al.*, 2005; Ottone, Mazurier e Salinas, 2013). Podemos observar esse padrão de distribuição nas espécies *Cavia aperea* que está mais concentrada em elevações mais baixas ao Norte da Argentina e no Uruguai, grande maioria no bioma de pastagem patagônica enquanto que *C. fulgida* está mais concentrada no Sul do Brasil entre Santa Catarina e Espírito Santo restrito a florestas húmidas tropicais. Esse evento de alagamento pode ter atuado na divergência como barreira geográfica e pode ser observado em outros grupos como os lagartos da espécie *Norops meridionalis* (Guarnizo *et al.*, 2016).

Além das barreiras geográficas, processos alopátricos favorecidos por barreiras climáticas também podem ter moldado os processos de diversificação da família Caviidae. O Pleistoceno, tem se caracterizado por fortes mudanças climáticas, existindo períodos glaciais (frios e secos) e períodos interglaciais (quentes e úmidos) (Haffer, 1969; Werneck, 2011). Durante os períodos úmidos do Pleistoceno as florestas têm se expandido, diminuindo a conectividade entre as áreas abertas (Werneck, 2011). Na atualidade, enclaves naturais de floresta são encontrados na região da Caatinga (brejos de altitude), evidenciando a sua expansão durante o passado (Werneck, 2011). Essa dinâmica de expansão e retração criou um padrão vegetativo que se estende do nordeste do Brasil até a Argentina, Bolívia, Peru e Equador, conectando o continente da América do Sul em forma de arco, conhecido como arco Pleistocênico (Mogni, Oakley e Prado, 2015). Esse evento criou passagens que influenciaram na dispersão de várias espécies de mamíferos no passado, entretanto a fragmentação dessas áreas decorrentes dessa expansão e retração das florestas secas contribuiu para o isolamento geográfico das espécies (Werneck, 2011).

Como resultado desta dinâmica temporal das florestas, várias espécies irmãs e até populações de uma mesma espécie associadas a áreas abertas apresentam distribuição disjunta, como por exemplo a raposa *Cerdocyon thous* (Martinez *et al.*, 2013), ave Phimosus infuscatus (Matamala *et al.*, 2012) e serpente *Crotalus durissus* (Ingenloff e Peterson, 2015). Podemos observar esse mesmo padrão de distribuição nas três espécies do gênero *Galea*, onde *G. leucoblephara* está distribuída pela Argentina, Bolívia e Paraguai em biomas de savanas e pastagens patagônicas, *G. musteloides* está distribuída pela Bolívia, Chile e Peru em biomas de savanas e *G. spixii* possui maior distribuição no Brasil restrita a biomas de florestas sazonais secas. Isso é um indicio de que essas áreas eram conectadas no passado, favorecendo a diversificação por meio da fragmentação dessas áreas abertas. O isolamento é um fator importante na especiação pois a mudança de ambiente, a busca por novos recursos e o isolamento reprodutivo proporcionam a divergência de traços ecologicamente importantes para o surgimento de novas espécies (Wiens, 2004). Observamos que existe uma tendência na família Caviidae de conservadorismo filogenético do nicho, onde as espécies próximas filogeneticamente mostram uma maior similaridade de seu nicho climático. Como proposto por Wiens (2004), essa tendência de conservar características do nicho surge da incapacidade das espécies de adaptar-se a novas condições ambientais. Assim, barreiras climáticas podem ter um papel fundamental na diversificação das espécies. Novas técnicas de datação de divergência nos mostram que a diversificação desse grupo coincide com períodos em que houveram mudanças climáticas (por exemplo: Benner *et al.*, 2002; Darling *et al.*, 2004; Nascimento *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2006). Mudanças na precipitação podem influenciar no padrão de distribuição de mamíferos, por exemplo o gênero *Thrichomys* (linhagem antiga de roedores) apresenta ter interrupção no fluxo de genes devido a mudanças na umidade causadas pelo aumento e diminuição do volume de água do rio São Francisco (Nascimento *et al.*, 2013). Dessa forma, o clima característico de florestas úmidas poderia ter atuado como uma barreira que favoreceu o isolamento reprodutivo. Devido ao fato dos Caviidae terem uma clara preferência por climas secos, essa dinâmica recorrente de expansão e retração das florestas pode ter promovido a diversificação dos membros da família Caviidae via isolamento climático.

Embora o modelo de seleção natural proposto por Darwin explique bem o padrão de especiação, Kimura propôs que as espécies também adquirirem características independente sem que haja uma força seletiva atuando, conhecida como evolução neutra (Kimura, 1991). Processos que causam uma interrupção no fluxo genético entre as espécies facilitam os

processos de especiação (Colley e Fischer, 2013). Quando há rápida diversificação em um curto intervalo de tempo causa o que chamamos de radiativa adaptativa (Soulebeau *et al.*, 2015). Em contraste a esse padrão, os membros da família Caviidae apresentam uma lenta diversificação ao longo do tempo. Encontramos indícios de barreiras climáticas atuando sobre as espécies dessa família, entretanto seu padrão evolutivo se ajusta ao modelo de evolução neutra.

5 CONCLUSÃO

A diversificação dos roedores da família Caviidae pode ter ocorrido por barreiras geográficas e climáticas. Nossos resultados sugerem que existe uma evolução neutra proporcionada por processos alopáticos, entretanto, a maioria das espécies da família Caviidae são de áreas abertas. Esse padrão associado a tendência natural que as espécies tem de conservar seu nicho, sugere que os processos de especiação aconteçam por isolamento climático. Nosso trabalho mostra por primeira vez a partir de dados empíricos a contribuição do conservadorismo filogenético do nicho climático nos processos de diversificação na região Neotropical. A integração de dados climáticos com dados morfológicos permitirá verificar se aspectos fenotípicos também têm sido conservados ao longo da diversificação da família Caviidae.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ÁLVAREZ, A.; ARÉVALO, R. L. M.; VERZI, D. H. Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 121, n. 4, p. 907–922, 2017.
- ÁLVAREZ, A.; PEREZ, S. I.; VERZI, D. H. Ecological and phylogenetic dimensions of cranial shape diversification in South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 110, n. 4, p. 898–913, 2013.
- ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Neotropical plant evolution**, v. 60, n. April, p. 403–414, 2011.
- BENNER, S. A.; CARACO, M. D.; THOMSON, J. M.; GAUCHER, E. A. Planetary Biology—Paleontological, Geological, and Molecular Histories of Life. **Science's COMPASS**, v. 296, n. May, p. 864–868, 2002.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for Phylogenetic Signal in Comparative Data: Behavioral Traits Are More Labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717, 2003.
- COLLEY, E.; FISCHER, M. L. Especiação e seus mecanismos: histórico conceitual e avanços recentes. **História, Ciências, Saúde**, v. 20, n. 4, p. 1671–1694, 2013.
- DARLING, K. F.; KUCERA, M.; PUDSEY, C. J.; WADE, C. M. Molecular evidence links cryptic diversification in polar planktonic protists to Quaternary climate dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 20, p. 7657–7662, 2004.
- FITTKAU EJ, ILLIES J, KLINGE H, SCHWABE GH, SIOLI H. **Biogeography and Ecology in South-America**. Junk, The Hague, 1969.
- GRINNELL, J. The Niche-Relationships of the California Thrasher. **American Ornithologists' Union**, v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.
- GUARNIZO, CARLOS E. WERNECK, FERNANDA P. GIUGLIANO, LILIAN G. SANTOS, MARCELLA G. FENKER, JÉSSICA SOUSA, LUCAS D'ANGIOLELLA, ANNELESE B. DOS SANTOS, ADRIANA R. STRÜSSMANN, CHRISTINE RODRIGUES, MIGUEL T. DORADO-RODRIGUES, TAINÁ F. GAMBLE, TONY COLLI, G. R. Cryptic lineages and diversification of an endemic anole lizard (Squamata, Dactyloidae) of the Cerrado hotspot. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 94, p. 279–289, 2016.
- HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131–137, 1969.
- HARMON, A. L.; WEIR, J.; BROCK, C.; CHALLENGER, W.; HUNT, G.; FITZJOHN, R.; PENNELL, M.; BROWN, J.; UYEDA, J.; EASTMAN, J.; PENNELL, M. M. **Package “geiger”**, 2016. Disponível em: <<http://www.webpages.uidaho.edu/~lukeh/software.html>>.
- HERNÁNDEZ, R. M.; JORDAN, T. E.; DALENZ FARJAT, A.; ECHAVARRÍA, L.; IDLEMAN, B. D.; REYNOLDS, J. H. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 19, n. 4, p. 495–512, 2005.

IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3.
<<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 05 December 2017.

INGENLOFF, K.; PETERSON, A. T. Trans-Amazon dispersal potential for *Crotalus durissus* during Pleistocene climate events. **Biota Neotropica**, v. 15, n. 2, p. 1–7, 2015.

KIMURA, M. The neutral theory of molecular evolution: a review of recent evidence. **Japanese Journal of Genetics**, v. 66, n. 4, p. 367–386, 1991.

MACARTHUR, R. H. Patterns of Species Diversity. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 40, n. 4, p. 510–533, 1965.

MARGARET E. K. EVANS, STEPHEN A. SMITH, RACHEL S. FLYNN, AND M. J. D. Climate, Niche Evolution, and Diversification of the “ Bird-Cage ” Evening Primroses (*Oenothera*, Sections *Anogra* and *Kleinia*). **The American Naturalist**, v. 173, n. 2, p. 225–240, 2006.

MARTINEZ, P. A.; MARTI, D. A.; MOLINA, W. F.; BIDAU, C. J. Bergmann’s rule across the equator : a case study in *Cercopithecus thous* (*Canidae*). **Journal of Animal Ecology**, v. 82, p. 997–1008, 2013.

MCKENNA, M. C., AND S. K. BELL. 1997. Classification of Mammals above species level. New York: Columbia University Press, xii + 631 pp.

MATAMALA, MATEO, ALEJANDRA ECHEVERRI, ILIANA MEDINA, ERIKA NATHALIA SALAZAR GÓMEZ, VIVIANA ALARCÓN E C. DANIEL CADENA. Bare-faced Ibis (*Phimosus infuscatus*), 2012. Disponível em: Neotropical Birds Online (TS Schulenberg, editor) <<https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/bafibi1/distribution>>. Acesso em: 18 Mar. 2018.

MOGNI, V. Y.; OAKLEY, L. J.; PRADO, D. E. The distribution of woody legumes in neotropical dry forests: The pleistocene arc theory 20 years on. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 72, n. 1, p. 35–60, 2015.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.

NASCIMENTO, F. F.; LAZAR, A.; MENEZES, A. N.; DURANS, A. DA M.; MOREIRA, J. C.; SALAZAR-BRAVO, J.; DANDREA, P. S.; BONVICINO, C. R. The Role of Historical Barriers in the Diversification Processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene Using an Ancient Rodent Lineage as a Model. **PLoS ONE**, v. 8, n. 4, 2013.

NYÁRI, ÁRPÁD S. REDDY, S. Comparative Phylogenetic Analysis and Evolution of Ecological Niches in the Scimitar Babblers (Aves: *Timaliidae*: *Pomatorhinus*). **PLoS ONE**, v. 8, n. 2, 2013.

OTTONE, E. G.; MAZURIER, S. M. E. R.; SALINAS, A. Palinomorfos miocenos del subsuelo de Santiago del Estero, Argentina. **Ameghiniana**, v. 50, n. 5, p. 509–521, 2013.

PARADA, A.; D’ELÍA, G.; PALMA, R. E. The influence of ecological and geographical

context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, n. 1, p. 172, 2015.

PATTON, J. L.; PARDIÑAS, U. F. J.; D'ELÍA, G. **Mammals of South America, Volume 2 Rodents**. xxvi ed. Chicago: University of Chicago Press, 2015. v. 2.

PEARSON, R. G.; RAXWORTHY, C. J.; NAKAMURA, M.; PETERSON, A. T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records : a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 102–117, 2007.

PÉREZ E POL. Major Radiations in the Evolution of Caviid Rodents : Reconciling Fossils , Ghost Lineages , and Relaxed Molecular Clocks. **PLoS ONE**, v. 7, n. 10, 2012.

PETERSON, A. T. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. **Science**, v. 285, n. 5431, p. 1265–1267, 1999.

PHILLIPS, B. S. J. **A Brief Tutorial on Maxent**, 2017.

PYRON, R. A.; COSTA, G. C.; PATTEN, M. A.; BURBRINK, F. T. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. **Biological Reviews**, v. 90, n. 4, p. 1248–1262, 2015.

QUEIROZ, K. DE. The General Lineage Concept of Species , Species Criteria , and the Process of Speciation and Terminological Recommendations. p. 57–75, 1998.

ROCHA, T. C.; SEQUEIRA, F.; ALEIXO, A.; RÊGO, P. S.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; VALLINOTO, M. Molecular Phylogenetics and Evolution Molecular phylogeny and diversification of a widespread Neotropical rainforest bird group : The Buff-throated Woodcreeper complex , *Xiphorhynchus guttatus* / *susurrans* (Aves : Dendrocolaptidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 85, p. 131–140, 2015.

ROLLAND, J.; CONDAMINE, F. L.; JIGUET, F.; MORLON, H. Faster Speciation and Reduced Extinction in the Tropics Contribute to the Mammalian Latitudinal Diversity Gradient. **PLoS Biology**, v. 12, n. 1, 2014.

SCHLUTER, D. Evidence for ecological speciation and its alternative. **Science**, v. 323, n. 2008, p. 737–741, 2009.

SCHOENER, T. W. The Anolis Lizards of Bimini : Resource Partitioning in a Complex Fauna. **Ecology**, v. 49, n. 4, p. 704–726, 1968.

SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology Letters**, v. 10, n. 12, p. 1115–1123, 2007.

SOULEBEAU, A.; AUBRIOT, X.; GAUDEUL, M.; ROUHAN, G.; HENNEQUIN, S.; HAEVERMANS, T.; DUBUISSON, J. Y.; JABBOUR, F. The hypothesis of adaptive radiation in evolutionary biology: hard facts about a hazy concept. **Organisms Diversity and Evolution**, v. 15, n. 4, p. 747–761, 2015.

SNUSTAD, D. PETER; MICHAEL J. SIMMONS. **Fundamentos de genética I**. 6. Ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. Tradução Cláudia Lúcia Caetano de Araújo.

THOMAS, C. D. Climate, climate change and range boundaries. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 3, p. 488–495, 2010.

WARREN, D. L.; GLOR, R. E.; TURELLI, M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. **Evolution**, v. 62, n. 11, p. 2868–2883, 2008.

WERNECK, F. P. The diversification of eastern South American open vegetation biomes : Historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 13–14, p. 1630–1648, 2011.

WIENS, J. J. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution**, v. 58, n. 1, p. 193–197, 2004.

WILEY, E. O. Vicariance biogeography. **Vicariance Biogeography**, v. 19, n. 82, p. 513–542, 1988.

WILSON, D. E.; REEDER, D. M.; HOPKINS, J. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. **Mastozoología Neotropical**, v. 13, n. 2, p. 283–293, 2006.

WOLF, J. B. W.; LINDELL, J.; BACKSTRO, N.; DARWIN, R.; WAL-, A. R. Speciation genetics : current status and evolving approaches. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, p. 1717–1733, 2010.

ZHANG, P.; CHEN, Y.-Q.; ZHOU, H.; LIU, Y.-F.; WANG, X.-L.; PAPENFUSS, T. J.; WAKE, D. B.; QU, L.-H. Phylogeny, evolution, and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 19, p. 7360–7365, 2006.

ZURANO, J. P.; MARTINEZ, P. A.; CANTO-HERNANDEZ, J.; RAIMONDI, V. B.; MONTOYA-BURGOS, J. I.; COSTA, G. C. Morphological and ecological divergence in South American canids . **Evolution** 2015, 2015.

LISTA DE FIGURAS

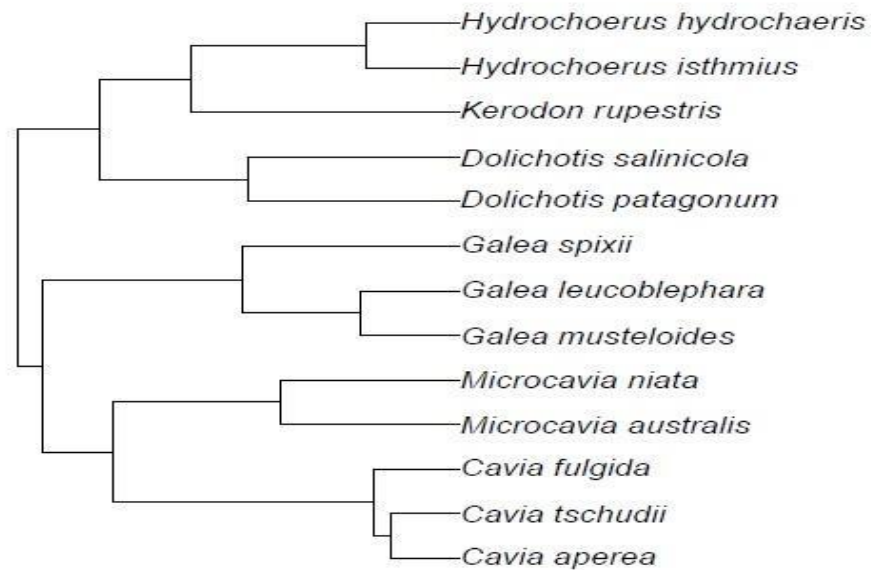


Figura 1 - Relação de parentesco das espécies da família Caviidae a partir da filogenia de Álvarez et al. (2017). A espécie *Hydrochoerus isthmus* foi incorporada utilizando a estimativa temporal proposta por Rolland et al. (2014).

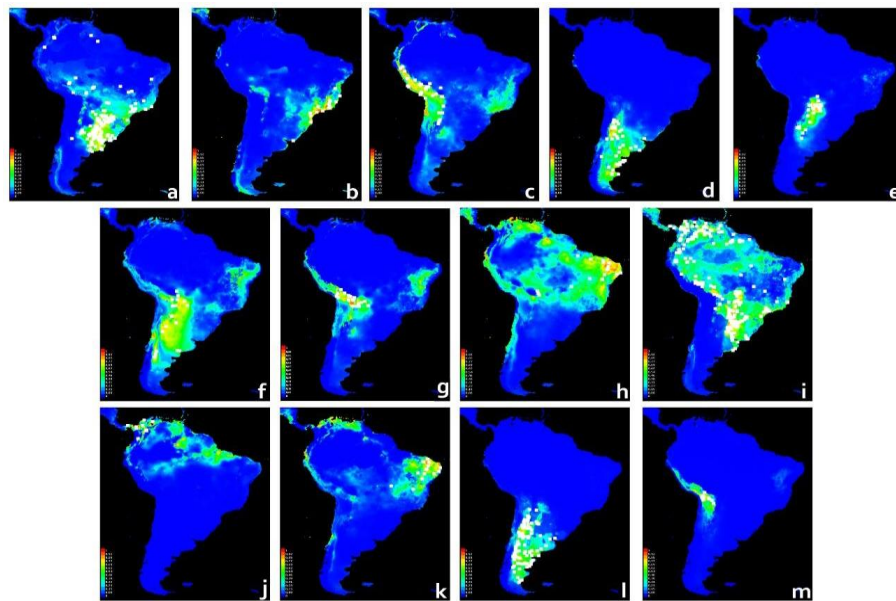


Figura 2 - Modelos de nicho climático gerados pelo Maxent. (a): *Cavia aperea*. (b): *Cavia fulgida*. (c): *Cavia tschudii*. (d): *Dolichotis patagonum*. (e): *Dolichotis salinicola*. (f): *Galea leucoblephara*. (g): *Galea musteloides*. (h): *Galea spixii*. (i): *Hydrochoerus hydrochaeris*. (j): *Hydrochoerus isthmus*. (k): *Kerodon rupestris*. (l): *Microcavia australis*. (m): *Microcavia niata*.

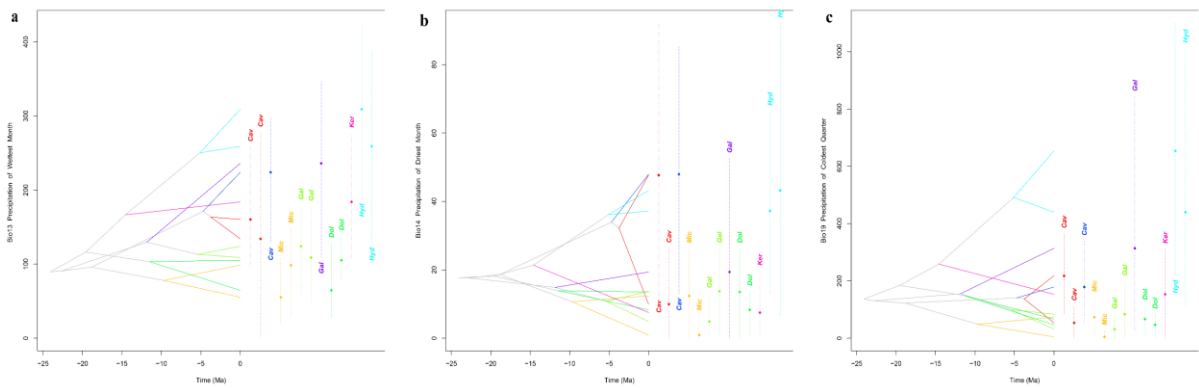


Figura 3 - Perfis de ocupação do Nicho (PNO) e reconstrução da história evolutiva de tolerâncias climáticas das três variáveis ambientais de maior importância. O eixo y mostra a ocupação de cada variável climática para cada espécie ao longo de toda sua distribuição, o eixo x mostra a adequação prevista. Cada espécie está representada por uma abreviação de três letras do gênero. (a) Precipitation of Wettest Month, (b) Precipitation of Driest Month e (c) Precipitation of Coldest Quarter.

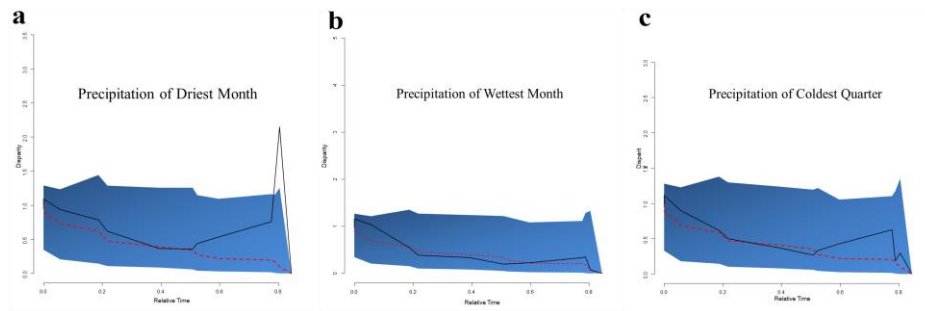


Figura 3 - Diversificação Através do Tempo (DTT) com todas as espécies das três variáveis de maior importância no modelo. O eixo x representa o tempo que começa do mais atual e vai até o mais antigo e o eixo y é a disparidade. A linha contínua são os dados analisados, a mancha cinza representa como seria a distribuição dos dados se ocorresse por evolução neutra e a linha pontilhada é uma média dos dados (a) *Precipitation of Driest Month* (b) *Precipitation of Wettest Month*. (c) *Precipitation of Coldest Quarter*.

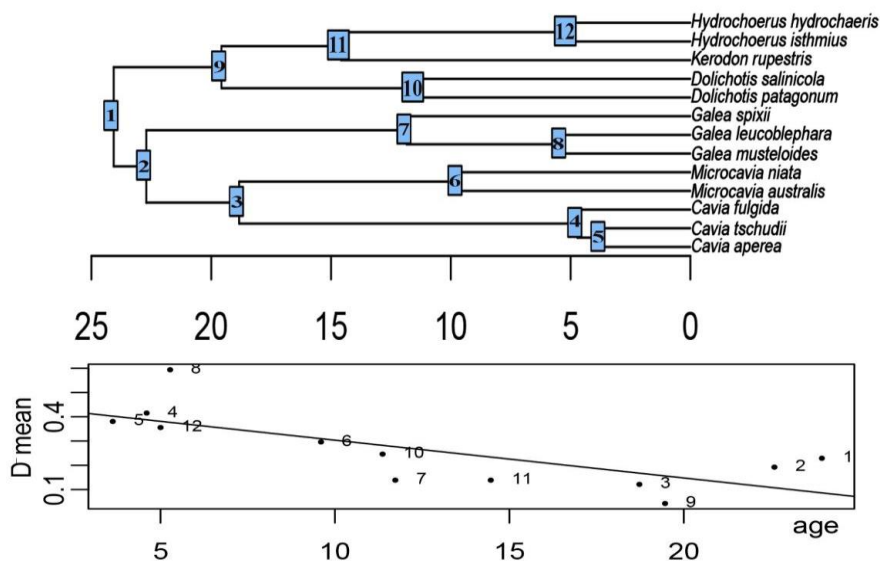


Figura 4 - Correlação do nicho através do tempo de divergência. A figura mostra uma relação inversa entre a sobreposição de nicho (índice D) e o tempo de divergência.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista das espécies analisadas e valores de AUC obtidos dos modelos de nicho climático para cada espécie.

Espécies	AUC
<i>Cavia aperea</i>	0,933
<i>Cavia fulgida</i>	0,990
<i>Cavia tschudii</i>	0,954
<i>Dolichotis patagonum</i>	0,963
<i>Dolichotis salinicola</i>	0,983
<i>Galea leucoblephara</i>	0,942
<i>Galea musteloides</i>	0,974
<i>Galea spixii</i>	0,908
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	0,880
<i>Hydrochoerus isthmius</i>	0,984
<i>Kerodon rupestris</i>	0,969
<i>Microcavia australis</i>	0,962
<i>Microcavia niata</i>	0,992

Tabela 2 - Teste de correlação entre todas as variáveis climáticas.

	BIO 1	BIO 10	BIO 11	BIO 12	BIO1 3*	BIO1 4*	BIO1 5*	BIO 16	BIO 17	BIO1 8*	BIO1 9*	BIO 2*	BIO 3*	BIO 4	BIO 5*	BIO 6	BIO 7*	BIO 8	BIO 9
BIO1	1	0.94	0.98	0.39	0.46	0.08	0.36	0.45	0.10	0.24	0.26	0.50	0.84	0.83	0.90	0.97	-0.73	0.82	0.94
BIO10	0.94	1	0.85	0.22	0.32	-0.06	0.41	0.30	-0.03	0.12	0.12	0.61	0.67	0.59	0.99	0.83	-0.46	0.87	0.83
BIO11	0.98	0.85	1	0.46	0.52	0.14	0.31	0.51	0.17	0.28	0.33	0.41	0.89	0.93	0.80	1.00	-0.85	0.74	0.95
BIO12	0.39	0.22	0.46	1	0.90	0.72	-0.18	0.92	0.75	0.80	0.76	-0.25	0.57	0.56	0.13	0.50	-0.62	0.27	0.39
BIO13*	0.46	0.32	0.52	0.90	1	0.40	0.13	0.99	0.44	0.74	0.59	-0.11	0.58	0.57	0.24	0.53	-0.59	0.38	0.42
BIO14*	0.08	-0.06	0.14	0.72	0.40	1	-0.52	0.44	0.99	0.57	0.68	-0.37	0.24	0.26	-0.12	0.19	-0.36	0.05	0.13
BIO15*	0.36	0.41	0.31	-0.18	0.13	-0.52	1	0.09	-0.51	-0.11	-0.27	0.51	0.27	0.18	0.43	0.26	-0.06	0.44	0.25
BIO16	0.45	0.30	0.51	0.92	0.99	0.44	0.09	1	0.48	0.76	0.62	-0.13	0.59	0.57	0.23	0.53	-0.60	0.36	0.42
BIO17*	0.10	-0.03	0.17	0.75	0.44	0.99	-0.51	0.48	1	0.59	0.70	-0.37	0.27	0.29	-0.10	0.22	-0.39	0.02	0.15
BIO18	0.24	0.12	0.28	0.80	0.74	0.57	-0.11	0.76	0.59	1	0.39	-0.20	0.37	0.35	0.04	0.30	-0.40	0.27	0.17
BIO19*	0.26	0.12	0.33	0.76	0.59	0.68	-0.27	0.62	0.70	0.39	1	-0.25	0.44	0.41	0.06	0.37	-0.48	0.09	0.32
BIO20*	0.50	0.61	0.41	-0.25	-0.11	-0.37	0.51	-0.13	-0.37	-0.20	-0.25	1	0.37	0.19	0.70	0.33	0.04	0.52	0.42
BIO21*	0.84	0.67	0.89	0.57	0.58	0.24	0.27	0.59	0.27	0.37	0.44	0.37	1	0.89	0.62	0.89	-0.82	0.65	0.81
BIO22*	0.83	-0.59	-0.93	-0.56	-0.57	-0.26	-0.18	-0.57	-0.29	-0.35	-0.41	-0.19	-0.89	1	-0.51	0.94	0.97	0.51	0.86
BIO23*	0.90	0.99	0.80	0.13	0.24	-0.12	0.43	0.23	-0.10	0.04	0.06	0.70	0.62	0.51	1	0.76	-0.36	0.85	0.79
BIO24	0.97	0.83	1.00	0.50	0.53	0.19	0.26	0.53	0.22	0.30	0.37	0.33	0.89	0.94	0.76	1	-0.88	0.71	0.95
BIO25*	0.73	-0.46	-0.85	-0.62	-0.59	-0.36	-0.06	-0.60	-0.39	-0.40	-0.48	0.04	-0.82	0.97	-0.36	0.88	1	0.39	0.78
BIO26	0.82	0.87	0.74	0.27	0.38	-0.05	0.44	0.36	-0.02	0.27	0.09	0.52	0.65	0.51	0.85	0.71	-0.39	1	0.62
BIO27	0.94	0.83	0.95	0.39	0.42	0.13	0.25	0.42	0.15	0.17	0.32	0.42	0.81	0.86	0.79	0.95	-0.78	0.62	1

Tabela 3 - Valores de sobreposição do nicho climático a partir do índice D de Schoener (diagonal inferior). Na diagonal superior encontra-se o índice de significância p.

	<i>C. aper</i> <i>ea</i>	<i>C. fulgi</i> <i>da</i>	<i>C. tschu</i> <i>dii</i>	<i>D. patago</i> <i>num</i>	<i>D. salini</i> <i>cola</i>	<i>G. leucoble</i> <i>phara</i>	<i>G. mustel</i> <i>oides</i>	<i>G. spix</i> <i>ii</i>	<i>H. hydroch</i> <i>aeris</i>	<i>H. isthm</i> <i>ius</i>	<i>K. rupes</i> <i>tris</i>	<i>M. austr</i> <i>alis</i>	<i>M. niat</i> <i>a</i>
<i>Cavia aper</i> <i>ea</i>	NA	0.04 9	0.188	0.218	0.228	0.218	0.446	0.3 76	0.020	0.703	0.307	0.248	0.63 4
<i>Cavia fulgida</i>	0.41	NA	0.218	0.485	0.277	0.376	0.327	0.2 38	0.119	0.515	0.267	0.535	1.00 0
<i>Cavia tschudii</i>	0.27	0.17	NA	0.297	0.030	0.020	0.069	0.3 37	0.297	0.564	0.376	0.149	0.15 8
<i>Dolichotis patagonum</i>	0.28	0	0.19	NA	0.099	0.089	0.277	1.0 00	0.149	1	1.000	0.010	0.16 8
<i>Dolichotis salinicola</i>	0.04	0.04	0.3	0.13	NA	0.010	0.059	0.2 77	0.277	0.465	0.317	0.059	0.17 8
<i>Galea leucoblephara</i>	0.11	0.06	0.42	0.26	0.56	NA	0.020	0.2 18	0.228	1	0.327	0.050	0.20 8
<i>Galea musteloides</i>	0.05	0.08	0.35	0.07	0.45	0.49	NA	0.3 37	0.317	1	0.366	0.158	0.04 0
<i>Galea spixii</i>	0.09	0.15	0.12	0	0.03	0.1	0.11	NA	0.109	0.228	0.020	0.564	1
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	0.48	0.26	0.16	0.13	0.03	0.06	0.05	0.2	NA	0.089	0.317	0.168	0.61 4
<i>Hydrochoerus isthmus</i>	0	0.01	0	0	0.01	0	0	0.1	0.14	NA	0.396	1	1
<i>Kerodon rupestris</i>	0.05	0.09	0.05	0	0	0.06	0.04	0.6 7	0.08	0.06	NA	1	1
<i>Microcavia australis</i>	0.25	0	0.3	0.77	0.16	0.37	0.16	0	0.09	0	0	NA	0.09 9
<i>Microcavia niata</i>	0	0	0.09	0.07	0.03	0.11	0.32	0	0	0	0	0.16	NA

Tabela 4: Porcentagem explicada por cada uma das variáveis ambientais analisadas nos modelos de nicho climático das espécies analisadas.

	<i>Cavia aper</i> <i>ea</i>	<i>Cavia fulgida</i>	<i>Cavia tschudii</i>	<i>Dolichotis patagonum</i>	<i>Dolichotis salinicola</i>	<i>Galea leucoblephara</i>	<i>Galea musteloides</i>	<i>Galea spixii</i>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	<i>Hydrochoerus isthmus</i>	<i>Kerodon rupestris</i>	<i>Microcavia australis</i>	<i>Microcavia niata</i>	<i>Media</i>
Bio 2	2	3.4	0.2	0.1	0	4.6	0.7	0	15.8	0	0	4.5	0.7	0.7
Bio 3	21	30.1	0.6	77.9	18.9	3.6	5.5	5.8	4	10.1	0	38.9	0	5.8
Bio 5	8.6	5.4	13.5	1.8	15.2	1	3.7	1.6	15.2	11.9	0.3	0.9	5	5
Bio 7	16.9	1.2	1.2	1.9	0.8	0.1	2.5	26.3	15.1	42.3	28.3	8.9	0	2.5
Bio 13	4.2	8.6	8.5	6.3	35.2	76.6	40.2	10.4	8.1	0.6	6.4	20.9	26.1	8.6
Bio 14	9.8	9.5	12.5	0.1	21.4	1.8	12.5	15	1.7	32.7	44.4	0	0	9.8
Bio 15	0	0	10.3	7.1	0	11.7	0	29.6	10.6	2.5	1.9	6.2	0	2.5
Bio 18	25.5	0	3.3	4.4	8.6	0	5	11	21.1	0	0	16.4	3.9	4.4
Bio 19	11.9	41.8	50	0.4	0	0.6	29.9	0.3	8.4	0	18.7	3.3	64.3	5.85

Tabela 5: Valores de IMDI e significância (p).

Variáveis Ambientais	Nome das Variáveis Ambientais	IMDI	p
BIO2	<i>Mean Diurnal Range</i>	0.345	0.769
BIO3	<i>Isothermality</i>	0.308	0.692
BIO5	<i>Max Temperature of Warmest Month</i>	0.298	0.923
BIO7	<i>Temperature Annual Range</i>	0.336	0.769
BIO13	<i>Precipitation of Wettest Month</i>	0.066	0.538
BIO14	<i>Precipitation of Driest Month</i>	0.245	0.692
BIO15	<i>Precipitation Seasonality</i>	0.413	0.923
BIO18	<i>Precipitation of Warmest Quarter</i>	0.339	0.923
BIO19	<i>Precipitation of Coldest Quarter</i>	0.310	0.923